

LES APPENDICES POSTÉRIEURS
(9^e PAIRE) DU DIPLOSEGMENT GONOPODIAL
(VII^e DES SPIROSTREPTOIDEA
(*Myriapodes Diplopodes*)

Par J. M. DEMANGE

Les orifices génitaux des Diplopodes débouchent en arrière de la deuxième paire de pattes, dans des organes spéciaux, vulves et pénis. Les dimensions du pénis étant extrêmement réduites, la transmission du sperme s'effectue par l'intermédiaire d'appendices modifiés, les gonopodes, portés par le VII^e diplosegment, à l'exception des *Pentazonia (Glomeris)*. Ces gonopodes, très complexes, dérivent de la transformation de pattes ambulatoires et comportent, généralement, un dispositif formé d'une ampoule et d'une rainure séminales, aidant à la conservation et à l'éjaculation du sperme.

Suivant les groupes, tantôt une paire de pattes (8^e), tantôt les deux paires (8^e et 9^e) du diplosegment sont modifiées. Dans le second cas, les deux paires d'organes copulateurs n'assument pas toujours la même fonction et deux cas peuvent être envisagés.

1^o Les membres postérieurs (9^e paire) sont de véritables gonopodes et la paire antérieure (8^e) a une fonction protectrice, contribuant à clore la cavité gonopodiale (peltogonopodes des *Chordeumoides*, *Iuloidea*, *Spiroboloidea* etc...).

2^o Les membres antérieurs (8^e paire) jouent le rôle principal, la paire postérieure contribuant à la conservation du liquide séminal (paragonopodes des *Craspedosomoidea*).

Lorsqu'une seule paire de pattes est modifiée, c'est toujours l'antérieure. La paire postérieure (9^e) ou bien conserve sa fonction ambulatoire (*Polydesmoidea*), ou bien est réduite à des vestiges presque invisibles : plaques sclérifiées, invaginations trachéennes (*Spirostreptoidea*) etc.

C'est sous cette dernière forme que seront étudiés ces appendices tant au point de vue de la morphologie externe que de la musculature.

I. — ÉVOLUTION DE LA 9^e PAIRE DE PATTES DES SPIROSTREPTOIDEA
AU COURS DU DÉVELOPPEMENT POSTEMBRYONNAIRE.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il est pratiquement impossible de reconnaître morphologiquement, chez les larves, le sexe futur des individus

car les gonopodes n'apparaissent, sous forme d'ébauches, qu'à un stade déterminé du développement postembryonnaire (réveil sexuel apparent). Ces ébauches gonopodiales (8^e paire) remplacent, brusquement, à l'occasion d'une mue, les pattes ambulatoires correspondantes de la larve du stade précédent et se développent progressivement jusqu'à l'adulte au cours des mues suivantes.

Chez les *Spirostreptoidea*, après la mue révélant les ébauches gonopodiales (8^e paire), la 9^e paire de pattes (postérieure du diplosegment) conserve sa fonction ambulatoire, mais on observe son involution au cours des stades suivants.

Les adultes de la famille des *Odontopygidae* conservent, en arrière des gonopodes, une trace volumineuse de la 9^e paire de membres sous forme d'une large plaque sclérifiée (fig. 6), mais les espèces de la famille des *Spirostreptidae* ne montrent aucune formation de ce genre.

Nos recherches (1959) ont cependant établi que cette paire d'appendices n'a pas disparu chez l'adulte. Elle subsiste, très généralement, sous une forme qui est étudiée dans cette note, mais il ne s'agit pas de vestiges d'appendices en voie de disparition, contrairement à l'opinion, de BRÖLEMANN¹.

LA 9^e PAIRE DE PATTES CHEZ LES ODONTOPYGIDAE ET SA MUSCULATURE.

Les travaux de H. W. BRÖLEMANN apportent les premiers documents sur l'involution des membres de la 9^e paire des *Odontopygidae* au cours des stades postembryonnaires connus. Ces documents concernent seulement la morphologie externe. Il n'est pas fait état de la musculature, élément essentiel pour la compréhension de la nature des formations rencontrées. Grâce aux récoltes effectuées en Côte d'Ivoire par R. VUATTOUX, que nous tenons à remercier ici, quelques stades du développement ont été observés sur deux espèces indéterminables spécifiquement. Les documents rassemblés², joint à ceux de H. W. BRÖLEMANN, permettent de comprendre les phases du phénomène de régression de la P. 9 des *Odontopygidæ*. Ces connaissances peuvent aisément être étendues aux *Spirostreptidae*, au moins jusqu'à l'avant-dernier stade.

A partir du « réveil sexuel apparent », la 9^e paire de pattes des *Odontopygides* subit une lente régression, au cours de laquelle les articles du télopodite diminuent à chaque mue, en nombre et en volume, pour disparaître complètement (t fig. 1 à 3). En même temps, la patte tout entière et le sternite effectuent un mouvement de descente dans la poche gonopodiale, qui prend, petit à petit, de l'ampleur (fig. 1 à 3). Cette

1. H. W. BRÖLEMANN (1926) a signalé de vagues sclérifications chez *Ophistreptus guineensis* Silv. et *O. digitulatus* (Karsch) mais elles ont été simplement décrites, sans faire appel à leur musculature qui est pourtant caractéristique. La conclusion de l'auteur est qu'il s'agit de membres ambulatoires régressés, en voie de disparition et dont les traces subsistent chez ces espèces.

2. L'étude détaillée sera publiée dans un mémoire en cours de rédaction.

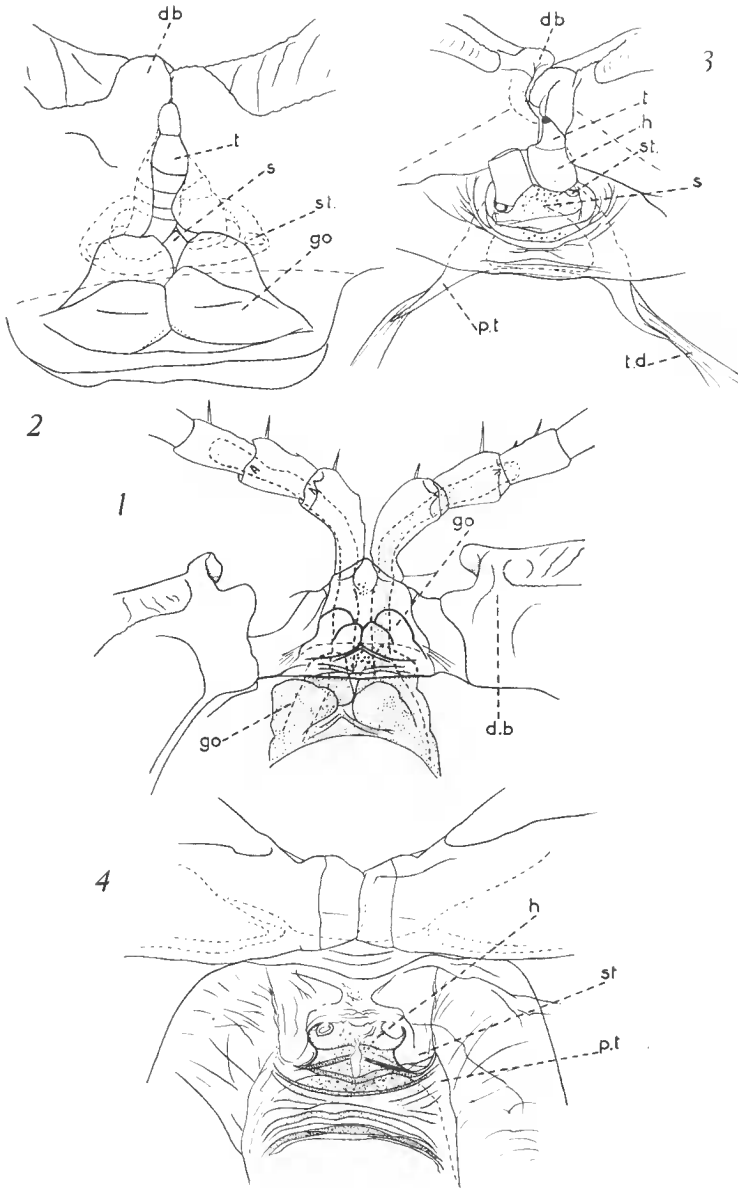


FIG. 1-4. — Régression de la P. 9 et croissance des gonopodes. : Odontopygides. — 1. Odontopygide, sp. A, larve à 51 $\frac{1}{5}$ segments, en muc. — 2. sp. A, larve à 54 $\frac{1}{4}$ segments. — 3. sp. A, larve à 61 $\frac{1}{4}$ segments. — 4. sp. B, larve à 74 $\frac{1}{4}$ segments. Stade proche de l'adulte.

Abréviations voir page 209.

migration tend à rapprocher les vestiges appendiculaires des ébauches gonopodiales (go) dont le volume augmente (fig. 2). Les bords ventraux du diplosegment (db), qui demeuraient écartés par suite de la présence de l'appendice, se rapprochent et s'imbriquent l'un dans l'autre (fig. 2, 3). Au fur et à mesure que la larve se rapproche du stade adulte, les coxae (h), après disparition du télopodite, se réduisent et s'écartent du sternite ; celui-ci devient diffus tandis que les poches trachéennes (pt) s'atrophient et deviennent membraneuses et indépendantes. Les éléments, en définitive, se dissocient et subissent un véritable éclatement. Néanmoins, au cours des derniers stades, on constate une certaine condensation des sclérifications et l'ampâtement de la membrane voisine (fig. 4).

Chez l'adulte, toutes ces pièces (coxae, poches trachéennes, sternite) se retrouvent groupées en une large plaque subrectangulaire (fig. 6), occupant une surface plus grande que les vestiges précédents. La plaque est rattachée aux gonopodes et présente, postérieurement, des renflements globuleux (g) percés d'un orifice correspondant à la poche trachéenne membraneuse (pt).

La musculature de cette plage sterno-coxale est très simple. Elle se compose, en dehors du trachéo-dorsal (tdp) rejoignant le diplosegment VIII et les longitudinaux ventraux (lv), réunissant les poches trachéennes entre elles, de deux muscles rejoignant la base des saillies globuleuses (tcg¹) et le bord antérieur de la plaque (tcg²)¹.

La musculature coxale des appendices de la larve (fig. 5) est identique à celle d'une paire de pattes normales, avec ses deux larges muscles croisés dont les tendons aboutissent à la base interne (fléchisseur flp) et à la base externe (extenseur exa) de la coxa. Ils prennent appui sur la poche trachéenne (pt), dont les apophyses internes se rejoignent souvent. Les muscles les plus internes (fla) s'attachent sur l'apophyse de la poche opposée.

Alors que les fléchisseur et extenseur de la coxa des appendices de l'adulte sont homogènes, ils marquent une tendance à se dissocier au cours de la régression (fig. 5) rappelant ainsi une disposition que l'on observe, parfois, dans d'autres groupes. Au stade final de la régression, deux nappes croisées restent seules attachées à une plage sclérifiée discoïdale (coxa). La nappe la plus profonde rejoint le bord antérieur de la coxa, la nappe superficielle le bord postérieur. Les fibres internes subsistent (fla) mais sont nettement écartées (fig. 36).

II. — LES APPENDICES POSTÉRIEURS (9^e) DU DIPLOSEGMENT DES ADULTES DES SPIROSTREPTIDAE ET DES HARPAGOPHORIDAE.

Si chez les *Odontopygides* la 9^e paire de pattes subsiste chez l'adulte, elle est remplacée, chez tous les *Spirostreptidae*, par des traces presque invisibles extérieurement, et seule l'étude de la musculature peut révéler leur existence. L'examen de plusieurs dizaines d'espèces a montré que

1. Parfois ce muscle aboutit à un bourrelet en demi-lune (b) situé en arrière de la sclérification.

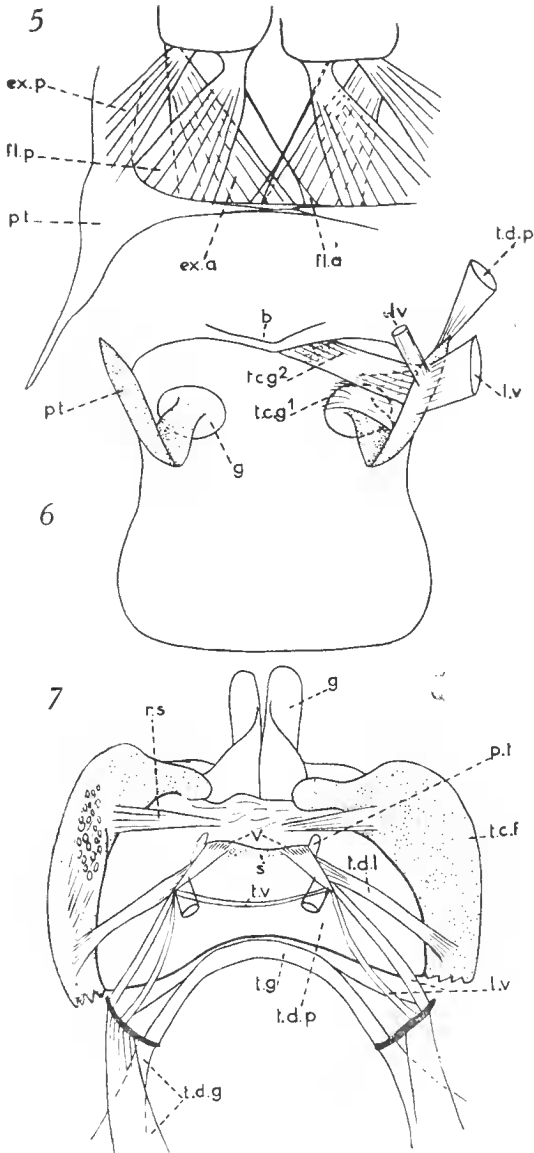


FIG. 5-7. — 9^e paire de pattes des Spirostreptoidea adultes. — 5. Musculature schématisée d'une larve d'Odontopygide à 61/4 segments. — 6. Même paire de pattes chez l'adulte (musculature schématisée). — 7. *Graphidostreptus lugubris* Bröl. Gonopodes et P. 9 avec fragment de l'anneau gonopodial.

Abréviations voir page 209.

la structure de ces formations est variable. On retrouve une trace de sternite (s) (fig. 23 et 34) souvent peu ou pas sclérifié, deux profondes invaginations (i) correspondant chacune à un sac trachéen (ptv) à peine soutenu par une faible armature et dont l'orifice est dissimulé à l'observation par des replis de la membrane transparente de la poche gonopodiale ; parfois enfin, on remarque des incrustations plus ou moins nettes (v) généralement en bosse ou en anneau. Le tout est situé en arrière des gonopodes (fig. 7) mais placé très haut sur la paroi postérieure du sac gonopodial, près du bord postérieur de l'anneau VII. Les éléments sont très écartés les uns des autres, complètement dissociés, mais il semble que le territoire de la paire d'appendices vestigiale, toujours en saillie soit délimité par des replis verticaux (rv) et horizontaux (rh), déterminant une surface fortement bombée, quadrangulaire, semblable à la pièce sclérifiée des *Odontopygidae* (fig. 14, 21, 31). Parfois les éléments appendiculaires et le sternite se trouvent au fond d'une poche (p) de faible profondeur, dont les angles latéraux sont prolongés par les invaginations trachéennes, et cette portion est souvent turgescence (fig. 21, 22, 27). Dans certains cas les territoires correspondant aux coxae, quand il n'y a aucune sclérisation, sont des invagination (z) un peu plus profondes, ou de simples replis parallèles ou circulaires concentriques (fig. 16, 18, 19).

MUSCULATURE DES VESTIGES.

Les vestiges en question possèdent une musculature puissante, comparable à celle des pattes ambulatoires et des gonopodes.

Un fait capital est la présence, à peu près constante, d'un muscle transversal (tv) réunissant les poches trachéennes entre elles (fig. 7, 13, 20)¹. On sait déjà que ce muscle transversal n'existe pas aux pattes ambulatoires normales mais qu'il est toujours présent aux organes copulateurs les plus spécialisés². Il caractérise les gonopodes.

Les faisceaux longitudinaux ventraux sont normaux ainsi que les trachéo-dorsaux postérieurs (tdp) qui rejoignent les diplosegments VII et VIII, et parfois seulement le VIII^e. En outre subsistent les faisceaux classiques trachéo-ventraux ou trachéo-latéraux attachés au diplosegment VII.

En ce qui concerne les autres muscles trachéo-coxaux (tc) leur nombre varie et leurs points d'insertion sont plus complexes, suivant les espèces, mais ils réalisent un plan général commun : deux larges faisceaux superposés (tcp, tcs) souvent décomposables en plusieurs muscles indiqués par leurs tendons. Le faisceau le plus profond (tcp), lorsqu'on examine la pièce par sa face ventrale, se rend à un territoire antérieur, le plus superficiel (tcs) s'attachant dans une zone plus postérieure.

Voyons, rapidement, chez quelques genres et espèces, classés par ordre

1. En l'absence d'un muscle transversal caractérisé il existe, chez quelques espèces, un faisceau de fibres très fines. *Scaphiostreptus fulgens* (S. et Z.), *Alloporus unciger* Schub., *Conchostreptus pictus* Schub.

2. Les gonopodes et leur musculature seront étudiés dans un mémoire en cours de rédaction.

alphabétique¹, de la famille des *Spirostreptidae*, l'aspect des P. 9 ainsi que leur musculature. Cette dernière est considérée, vue côté cavité générale. Les poches trachéennes ne sont pas décrites pour chaque espèce car leur morphologie est, dans l'ensemble, identique.

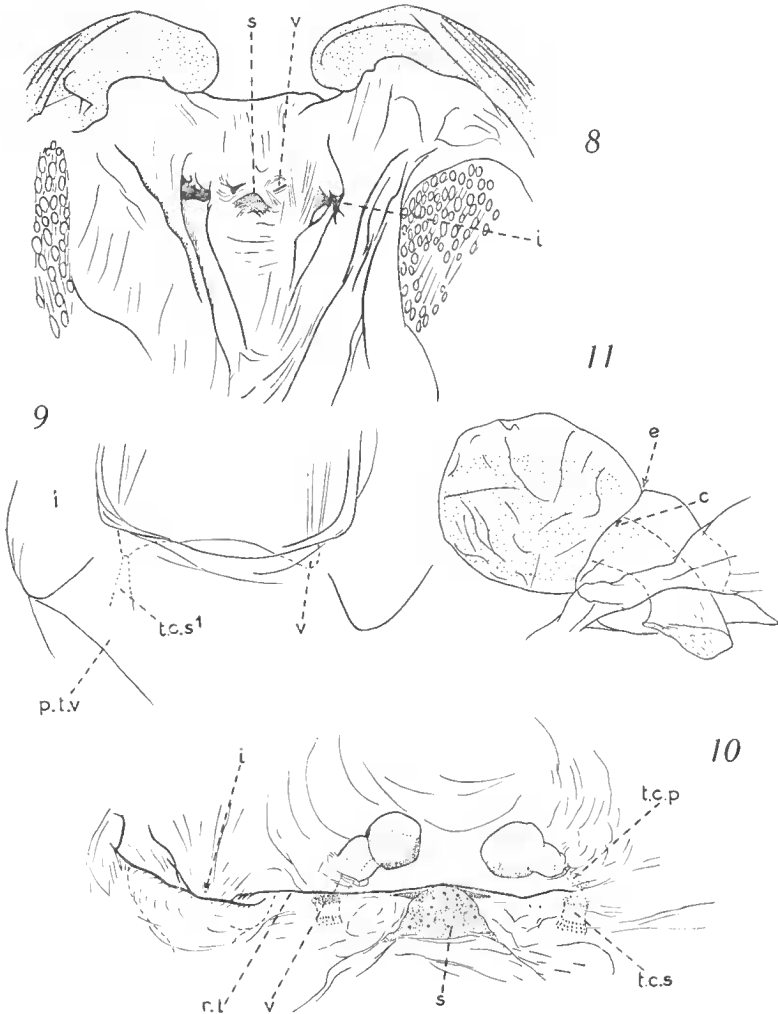


FIG. 8-11. — 9^e paire de pattes des Spirostreptoidea adultes. — 8. *Spirostreptus multisulcatus* Dem. — 9. *Conchostreptus pictus* Chamb. — 10. *Epistreptus parilis* (Karsch.). — 11. vestiges appendiculaires du même.

Abréviations voir page 209.

1. Nous préférons adopter cet ordre car il existe encore chez les Spirostreptoidea une classification très confuse basée sur des caractères gonopodiaux qui ne sont pas toujours choisis judicieusement, si bien que suivant les auteurs, l'ordre des genres et des espèces est parfois totalement différent.

Alloporus unciger Schub. — Appendices sous formes d'invaginations dont le fond est incrusté (disques). Sternite net et deux larges poches trachéennes membraneuses en doigt de gant. Pas de muscle transversal. Deux muscles trachéo-coxaux superposés avec chacun un tendon (tcp, tcs).

Cladostreptus castaneus Schub. — Musculature puissante avec un transversal (tv) volumineux. Deux muscles trachéo-coxaux (tcp, tcs) superposés dont l'inférieur (tcs) est muni d'un tendon.

Cladostreptus thalattophilus Schub. — Il n'y a pas ici de sclérifications ; on peut deviner, tout au plus, le sternite par un bombement de la membrane. Les appendices sont limités par une invagination quadrangulaire, dont les angles sont un peu plus creusés. C'est à ce niveau que s'insèrent deux muscles venant de la poche trachéenne. Le muscle transversal, robuste, envoie une ou deux fibres obliques (to) vers l'invagination appendiculaire gauche.

Conchostreptus pictus Chamb. — (Fig. 9). Le sternite est pratiquement nul, à moins que la petite tache inférieure n'en soit un vestige. Les éléments appendiculaires (v) sont de simples invaginations quadrangulaires dont les angles sont plus accusés que chez l'espèce précédente. Le muscle transversal est inexistant. Il y a deux muscles trachéo-coxaux : le premier (tcs) est divisé en deux faisceaux ; l'un se termine par un tendon (tcs¹) inséré au fond de l'invagination ; l'autre, très puissant, aboutit au bord externe de l'invagination. La nappe profonde (tcp) se subdivise en deux muscles insérés sur deux lignes horizontales parallèles.

Epistreptus parilis (Karsch) (fig. 10, 11, 12, 13). — Le sternite (s) est bien dessiné. En avant, on remarque un profond repli transversal (fig. 10 rt) flanqué d'invaginations trachéennes (i). Au fond du repli, latéralement, deux invaginations coniques courtes (v) correspondent, chacune, à un muscle (tcs) issu de la saillie interne de la poche trachéenne (ptv) (fig. 10 et 13) correspondante et à un faisceau oblique (to) venant de la poche opposée. En avant du repli, une formation globulaire (g) est supportée par un pédicule (fig. 10, 11, 13) auquel s'insère un muscle (tcp) venant de la pointe interne de la poche trachéenne correspondante. Un second muscle (tcp¹), parallèle au précédent, s'attache à la membrane. Il existe, en outre, un très large faisceau (x) partant du milieu de la poche et se terminant près de l'orifice du diplosegment, sous des muscles transversaux (rs) (communs à tous les Diplopodes) qui réunissent les bords latéro-ventraux du diplosegment VII à la chitine souple de la poche gonopodiale, près de son orifice.

La formation en massue est sans aucun doute un vestige de télcoxite, car il existe un étranglement et un sillon (e) à la base de la sphère distale et des traces de condyle articulaire à ce niveau (c fig. 11-12).

Graphidostreptus lugubris Bröl. (fig. 7 et 14). — Les appendices sont représentés par un sternite (s) assez bien dessiné, flanqué de deux petits replis horizontaux parallèles (v). Le muscle transversal est présent et il

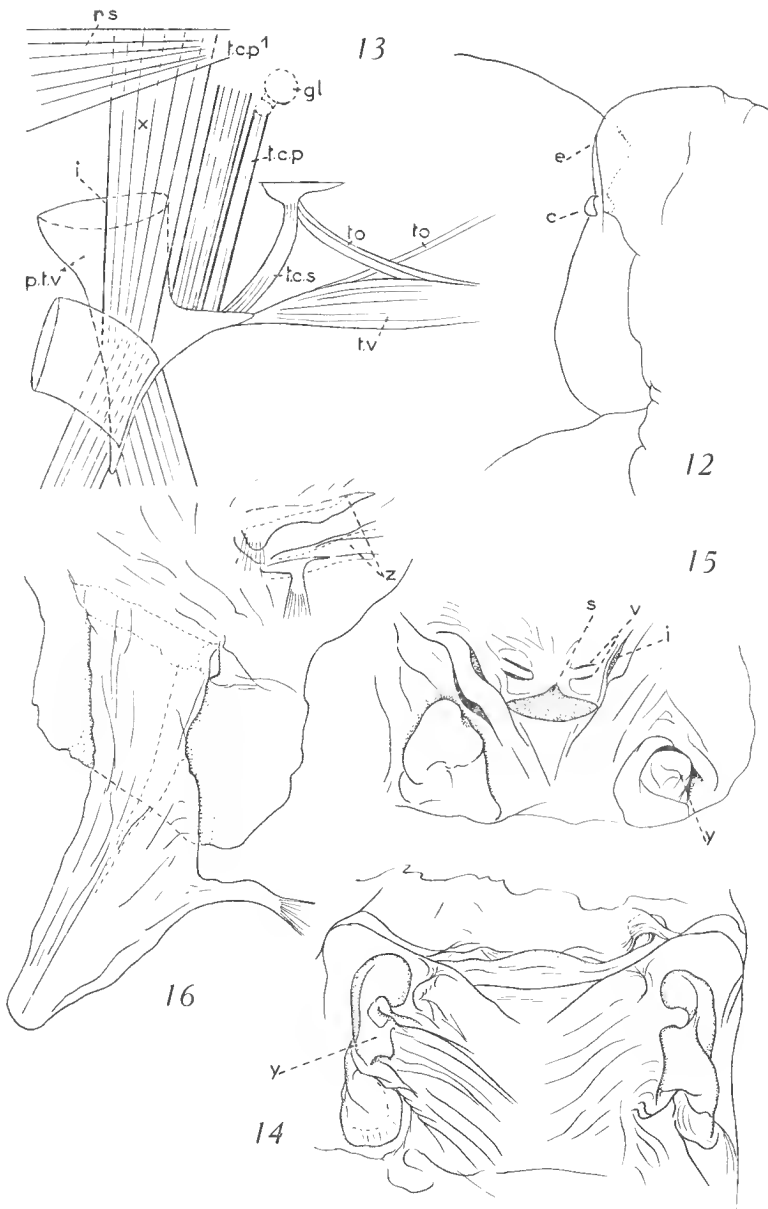


FIG. 12-16. — 9^e paire de pattes des Spirostreptoidea adultes. — 12. *Epistreptus parilis* (Karsch). Articulation du vestige appendiculaire. — 13. Musculature schématisée du même. — 14. *Graphidostreptus lugubris* Bröl. — 15. *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch). — 16. Poche trachéenne du même.

Abréviations voir page 209.

existe deux muscles trachéo-coxaux classiques, profond et superficiel, aboutissant chacun, à un repli. A la base du territoire appendiculaire, on remarque, comme chez de nombreuses espèces, *tumuliporus* par exemple, deux profondes invaginations latérales (y) qui sont souvent évaginées et présentent alors une forme de crochet. Ces saillies, turgescents au moment de la copulation, pourraient jouer le rôle d'un frein à la pénétration des gonopodes dans les voies ♀. Aucun muscle ne paraît y aboutir mais chez *Graphidostreptus lugubris* une fibre s'attache à son extrémité, venant du processus interne de la poche trachéenne.

Graphidostreptus tumuliporus (Karsch) (fig. 15, 16, 17, 18, 19). — Le territoire appendiculaire présente, à sa base, près des gonopodes (fig. 15), une paire d'invaginations subconiques (y), turgescents au moment de la copulation. Le sternite (s) est bien dessiné, volumineux, dominé par deux replis latéraux subhorizontaux (v) munis chacun d'une musculature en deux couches superposées issues de la poche trachéenne (fig. 17, 18, 19). La première couche, profonde, se divise en deux muscles dont l'un (tcp) aboutit au niveau de l'ouverture de la fente (repli) supérieur, l'autre (tcp¹) au fond de la légère invagination constituée par le pli (fig. 19). La seconde couche est également scindée en deux faisceaux dont l'un s'insère à l'angle externe (tcs) de la fente inférieure, le second vers le milieu du repli (tcs¹). En outre on remarque la présence d'un faisceau oblique (to) venant de la poche trachéenne opposée et rejoignant le faisceau latéral (tcs). Le muscle transversal (tv) est très puissant.

Helicogonus dentiger Verh. — (fig. 20). Le sternite, pratiquement inexistant est représenté par une plage non colorée limitée par des plis. Les appendices sont seulement marqués par de petits plis subhorizontaux (v). La musculature est simple avec un muscle transversal (tv) et deux couches de trachéo-coxaux (tcp, tcs) superposées correspondant, chacune, à un repli.

Mardonius piceus Att. — Le sternite est très bien développé. Les vestiges appendiculaires sont représentés par des protubérances hémisphériques et un repli en bourrelet à sa base. Le muscle transversal est très faible : deux ou trois fibres seulement. Les muscles issus des poches trachéennes (tcp, tcs) sont disposés en deux couches dont la profonde rejoint la protubérance hémisphérique et un territoire situé au-dessus de celle-ci, la superficielle le repli inférieur. En outre, comme chez tous les Spirostreptoidea, un muscle large partant de la poche trachéenne s'insère sur la chitine transparente.

Orthoporus bidens Schub. — Ici les appendices sont indiqués par de petits disques sclérifiés. La musculature est en deux nappes, légèrement décalées l'une par rapport à l'autre. La nappe profonde (tcp) s'insère au-dessus du disque sclérifié, la nappe superficielle (tcs), terminée par un tendon, adhère au petit disque. Le muscle transversal (tv) est très ténu : une ou deux fibres seulement.

Scaphiostreptus buffalus Schub. — Le sternite est volumineux et les appendices sont représentés par de petits disques de chitine foncée. Le

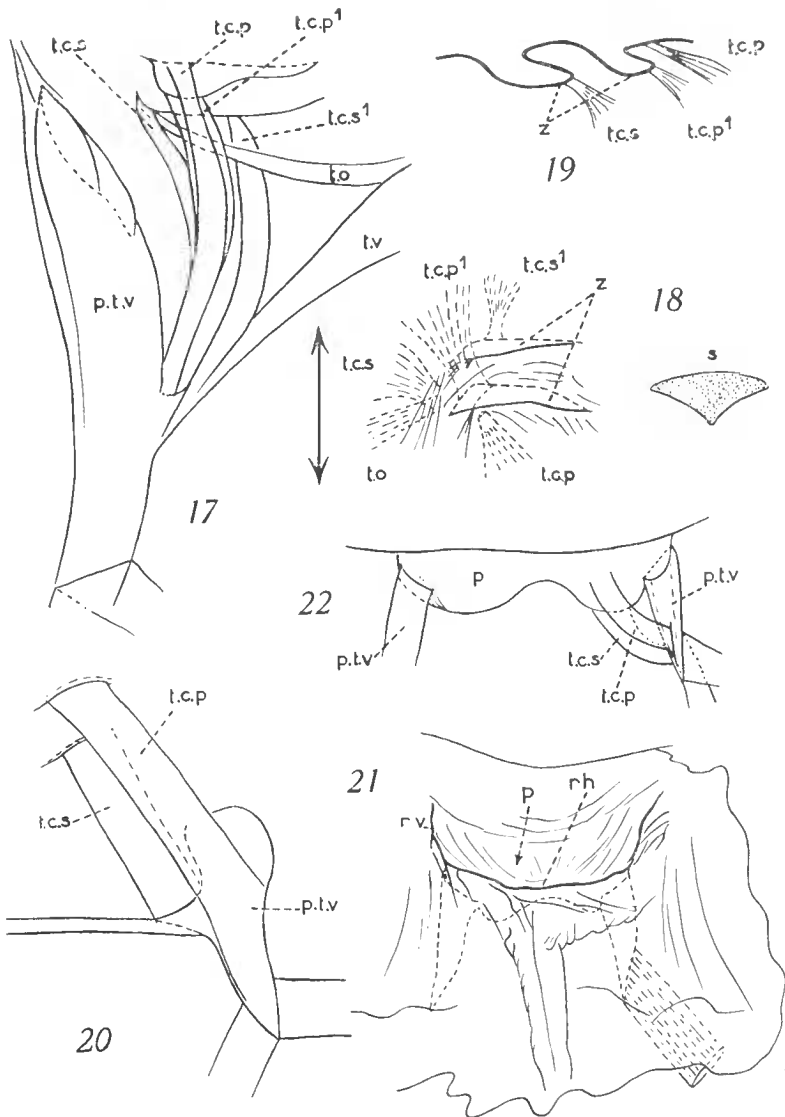


FIG. 17-22. — 9^e paire de pattes des Spirostreptoidea adultes. — 17. *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch). Musculature schématisée. — 18. Les appendices avec leurs tendons musculaires. — 19. Replis appendiculaires en coupe sagittale, avec quelques tendons. — 20. *Helicogonus dentiger* Verh. — 21. *Scaphiostreptus fulgens* (S. et Z.). — 22. Musculature schématisée.

Abréviations voir page 209.

muscle transversal est bien visible. Les muscles trachéo-coxaux (tcp, tcs) sont disposés en deux nappes dont la plus profonde s'attache à la chitine, au-dessus du disque ; la superficielle se décompose en deux muscles dont les tendons s'insèrent sur le disque chitineux.

Scaphiostreptus fulgens (S. et Z.) (fig. 21 et 22). — Pas de sclérites ni de sternite visibles. Seules se remarquent de simples invaginations peu profondes situées au fond d'une dépression en carré dont les angles sont occupés par les poches trachéennes (ptv). Il y a deux couches musculaires trachéo-coxales (tcp, tcs). La couche profonde (tcp) débute à la pointe de la poche trachéenne, contre un bourrelet oblique et aboutit au niveau de la fente de l'invagination. La couche superficielle (tcs) part de la face interne de la poche trachéenne et rejoint le fond de l'invagination appendiculaire. Les deux couches sont difficiles à séparer et il n'y a pas de muscle transversal visible.

Scaphiostreptus sp. ? (fig. 23, 24). — L'individu étudié, indéterminable spécifiquement par suite de son mauvais état de conservation, est l'un de ceux où la paire de P. 9 est la plus spectaculaire, la mieux dessinée. Les figures dispensent de toute description. La musculature est classique : elle montre un transversal (tv) et des faisceaux trachéo-coxaux superposés, aboutissant au disque sclérifié et aux bourrelets annulaires dominant l'invagination, ainsi qu'un muscle oblique (to).

Spirostreptus (Eumekius) olivaceus Schub. (fig. 25). — Le sternite (s) est très diffus et les vestiges appendiculaires inexistant. En plus du muscle transversal, on remarque les deux nappes classiques trachéo-coxales. La première couche aboutit, latéralement, un peu en avant du sternite, la seconde à son niveau. En outre il existe un muscle oblique venant de la poche trachéenne droite et aboutissant au même point d'insertion que le faisceau superficiel (tcs). Ces muscles, y compris l'oblique, prennent naissance sur un bourrelet oblique émanant de l'extrémité apicale de la poche trachéenne.

Termatodiscus nimbanus Att. (fig. 26 à 30). — Le territoire portant les appendices est étroit, en demi-cercle et limité par des plis latéraux élevés entre lesquels s'ouvrent les poches trachéennes (i, fig. 26 et 27). Le sternite (s), en forme de croissant, se place sur un repli, en avant des appendices dont le contour varie suivant les individus. Ce sont tantôt de petites plages sclérifiées, tantôt des protubérances coniques, qui sont, en réalité les invaginations appendiculaires extroversées. A la base de ces saillies on observe une série de replis annulaires.

Les muscles trachéo-coxaux sont disposés en deux couches (fig. 29 et 30). La nappe profonde s'attache à la base de la capsule et se décompose en trois muscles : un latéro-interne (tcp), un latéro-externe (tcp¹) et un faisceau croisant le premier (tcp²) et s'attachant au bord latéro-externe. La nappe superficielle est composée de deux faisceaux (tcs, tcs¹) aboutissant au repli annulaire enserrant la base de la capsule. En outre, on remarque un muscle oblique (to) issu de la poche trachéenne opposée et aboutissant au niveau de tcs. Le muscle transversal (tv) est bien visible.

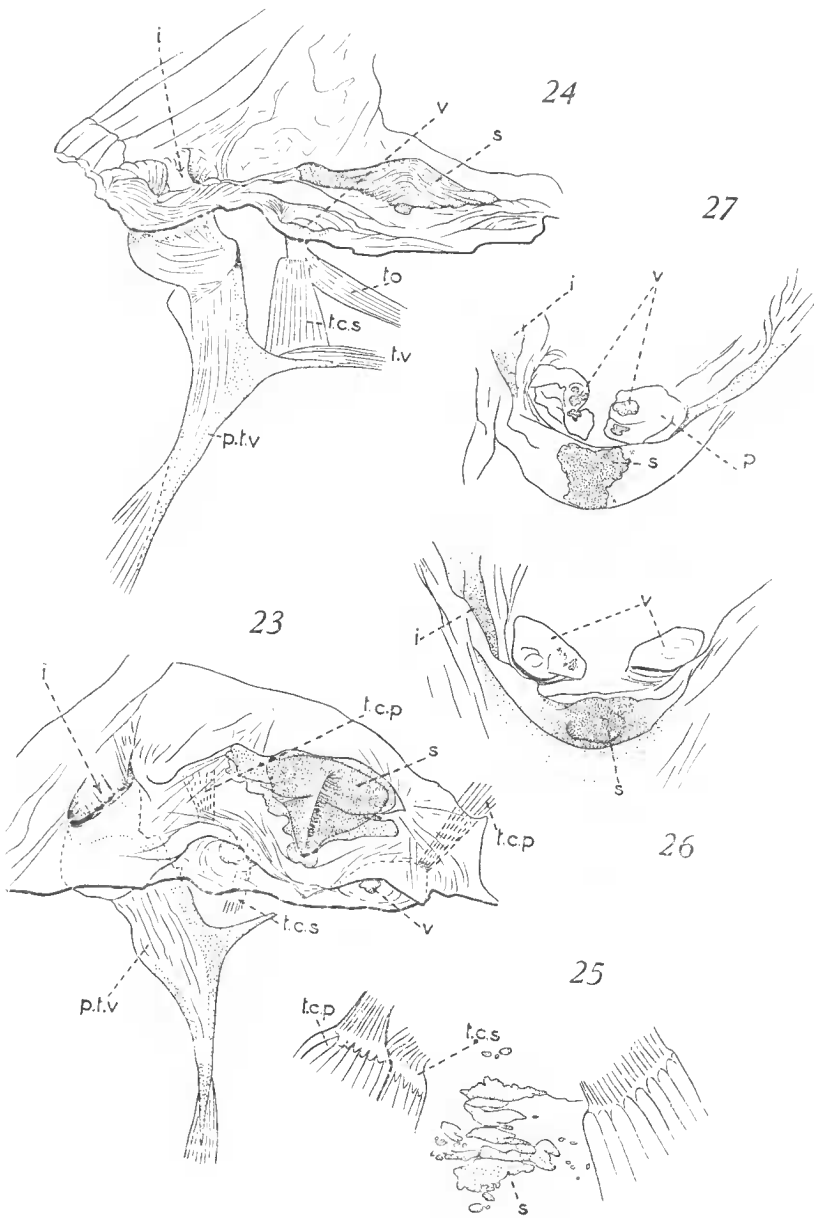


FIG. 23-27. — 9^e paire de pattes des Spirostreptoidea adultes. — 23. *Scaphiostreptus* sp. ?.
— 24. Vue de face. — 25. *Spirostreptus olivaceus* Schub. — 26 et 27. *Termatodiscus nimbanus* Att.

Abréviations voir page 209.

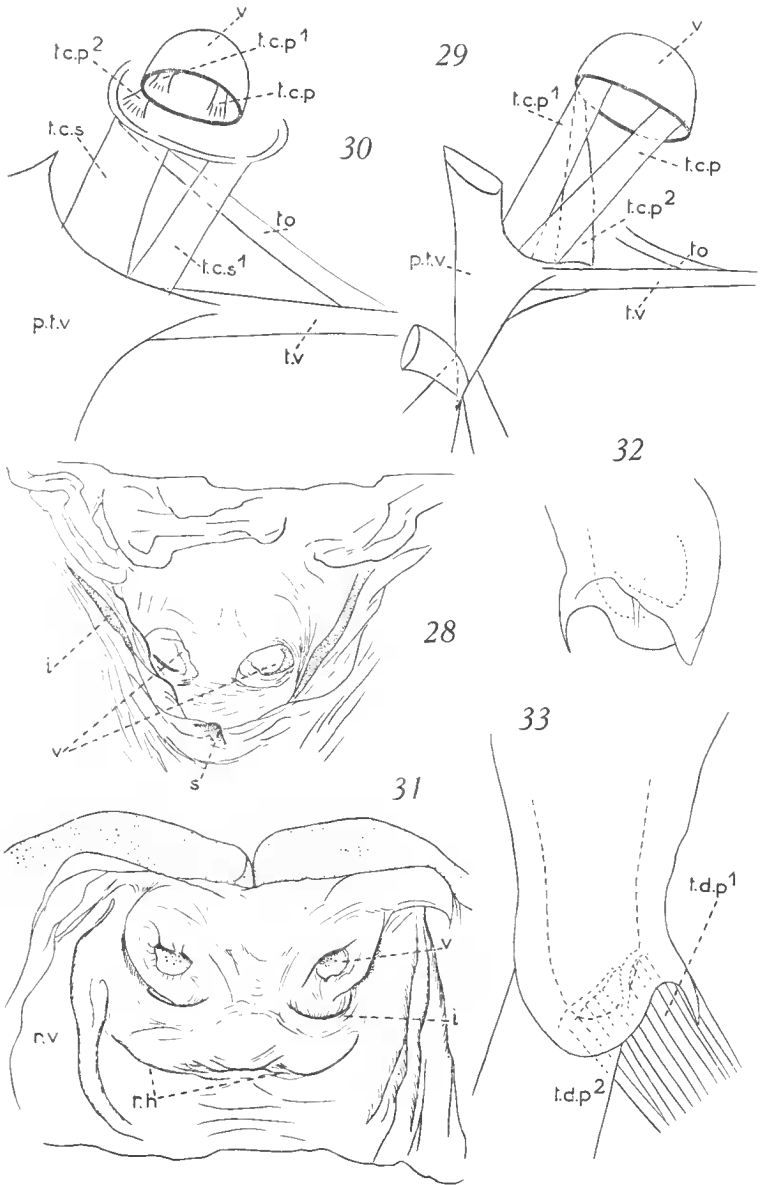


FIG. 28-33. — 9^e paire de pattes des Spirostreptoidea adultes. — 28. *Termatodiscus nimbanus* Att. — 29 et 30. Musculature schématisée. 31. *Thyropisthus orthurus* Silv. — 32. Extrémité distale de la poche trachéenne avec son arête d'insertion musculaire. — 33. Poche trachéenne.

Abréviations voir page 209.

Harpagophoridae (fig. 31 à 34). — Les représentants de cette famille montrent également des traces d'appendices mais un peu moins évidentes extérieurement. Ce sont de simples invaginations sans sclérifications particulières. Même le sternite n'est pas indiqué (fig. 31). Les poches trachéennes sont membrancuses, très courtes (fig. 32-33) et supportent, à leur extrémité, deux faisceaux (tdp^1 , tdp^2) se rendant aux VII^e et VIII^e diplosegments (fig. 33). Le muscle transversal est invisible, à part chez quelques espèces où il est réduit à une fibre. Il est pratiquement impossible d'analyser la musculature trachéo-coxale par dissection : elle est très ténue et confuse ; seuls les trachéo-dorsaux sont bien visibles.

III. — INTERPRÉTATION DES FAITS ET CONCLUSIONS.

La comparaison des figures 5 et 17, 29, 30 montre que les muscles disposés en deux couches (tcp et tcs) réunissant les poches trachéennes et les formations appendiculaires, sont homologues aux fléchisseur et extenseur de la coxa des appendices ambulatoires. Les points d'attache sont identiques.

Il semble donc que seules les coxae soient visibles, les télopodites, ayant disparu. La musculature confirme donc ce que le développement postembryonnaire des *Odontopygidae* a déjà révélé : la plaque sclérifiée postgonopodiale des adultes d'*Odontopygidae* résulte de la fusion des coxae et du sternite. Les faisceaux coxaux et les poches trachéennes sont conservés.

En ce qui concerne les *Spirostreptidae* et les *Harpagophoridae*, les descriptions précédentes appellent deux remarques :

1^o On observe souvent la présence d'un muscle oblique (to) partant d'une poche trachéenne pour aboutir à la sclérification opposée. C'est le cas de *Cladostreptus thalattophilus*, *Spirostreptus olivaceus*, *Epistreptus parilis*, *Scaphiostreptus* sp., *Terematodiscus nimbanus*, *Graphidostreptus tumuliporus*. Or il est curieux de constater qu'à part quelques rares exceptions, la présence du muscle oblique (to) implique celle d'une musculature trachéo-coxale à structure complexe, disposée en deux couches. Chez les espèces sans muscle oblique les trachéo-coxaux forment deux couches simples.

2^o Second fait important : le muscle transversal, presque toujours présent, a un développement variable suivant les espèces et on ne peut établir une relation de cause à effet entre ce degré de développement et les sclérifications.

La présence du muscle transversal est capitale car il n'existe, chez l'adulte, qu'au niveau des gonopodes¹ et l'on peut affirmer qu'il est caractéristique des pattes copulatrices².

1. L'étude des gonopodes fera l'objet d'un travail d'ensemble, en cours de rédaction, sur le problème de la segmentation du corps des Diplopedes et des Chilopodes.

2. Toutefois nous avons découvert que toutes les pattes copulatrices et plus particulièrement les moins spécialisées n'en sont pas pourvues. Les appendices dont la morphologie est

La présence des muscles obliques et transversaux des formations appendiculaires des Spirostreptoidea prend donc ici une importance considérable ; elle autorise à conclure qu'il ne peut s'agir de vestiges d'appendices en voie de régression. Les sclérifications, replis et invaginations,

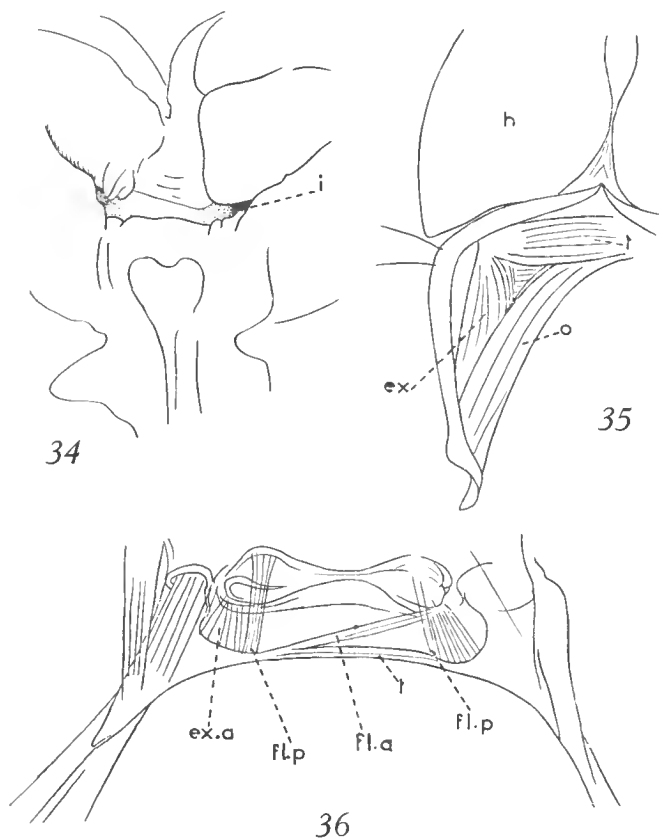


FIG. 34. — *Gonoplectus alius* Dem., P. 9 chez l'adulte. — FIG. 35. *Pseudonannolene longicornis sebastianus* Bröl. Musculature des gonopodes de l'adulte. — FIG. 36. *Graphidostreptus tumuliporus* (Karsch). Larve à 65/1 segments. P. 9 avec sa musculature.

Abréviations voir page 209.

la plus proche de la patte ambulatoire (paragonopodes ou peltogonopodes des Spirobolides (8^e), Iulides (8^e), Cambaloïdes (8^e et 9^e), Craspedosomides (8^e) etc., ne possèdent pas ce muscle transversal caractéristique, sauf chez *Rhinocricus* (Spiroboloïdes) et Cambaloïdes ; mais dans bien des cas (Spirobolides), il est remplacé par des faisceaux en éventail ou des muscles transversaux aboutissant à une cloison médiane qui disparaît progressivement suivant les groupes (Chordeumoïdes, Craspedosomoïdes) pour faire place à un simple tendon. Chez *Pseudonannolene* (Cambaloïdes) les muscles transversaux et obliques, ainsi que les extenseurs des coxae, sont confondus en un complexe dont les fibres sont étroitement liées (fig. 35). Il est difficile de distinguer les muscles les uns des autres et on remarque l'existence de tous les intermédiaires possibles : transversaux, obliques, extenseurs.

sont manifestement d'origine appendiculaire, *mais ce sont les éléments de pattes copulatrices* comme en témoigne la musculature trachéenne transversale (tv). Le remplacement des éléments régressés de la patte ambulatoire par des ébauches gonopodiales ne s'effectue probablement pas lors de la dernière mue donnant naissance à l'adulte. En effet il est des espèces comme *Graphidostreptus tumuliporus* chez lesquelles la larve (ici à 65/1 segments) d'un stade proche de l'adulte (pénultième ou antépénultième), présente des P. 9 avec un muscle transversal (fig. 36). Il s'agirait donc, ici encore, d'ébauches d'appendices de néoformation et non d'appendices régressés. Cette notion expliquerait le regroupement des éléments constaté chez les *Odontopygides*¹ à des stades proches du dernier et annonçant la plaque sclérifiée de l'adulte (fig. 4).

La morphologie particulière de cette 9^e paire de pattes copulatrices peut s'interpréter comme le résultat d'un arrêt de croissance sous l'influence d'un phénomène inhibiteur de nature encore inconnue.

Toutefois il semble que cet arrêt de croissance n'intéresse pas le même stade chez toutes les espèces. En effet toutes possèdent, à de rares exceptions près, un muscle transversal, mais certaines montrent un muscle coxal oblique. Ce muscle oblique dont l'individualisation a été suivie au cours de la régression de la paire de pattes ambulatoires des *Odontopygidae*, dérive du fléchisseur antérieur (fla), réduit à une ou deux fibres, que l'on retrouve d'ailleurs dans le complexe des *Pseudonanolènes*.

Dans ces conditions, le développement des uns a été induit à un stade de différenciation, où la musculature typique de l'appendice ambulatoire (fléchisseur, extenseur, fléchisseur antérieur) se mêle à celle des futurs organes copulateurs (transversal); celui des autres s'est produit à un stade plus avancé de leur spécialisation, puisque le fléchisseur antérieur (fla = to) n'est plus visible.

Le mécanisme agissant sur le développement de la P. 9 est général dans tout le groupe des *Spirostreptoidea*² mais son action s'exerce à des degrés divers suivant les espèces.

Les causes de ce phénomène nous échappent encore; il est toutefois possible qu'elles s'identifient à des actions hormonales issues d'une glande encore inconnue, dont nous envisageons la recherche dans un proche avenir.

Lorsque les futurs gonopodes (8^e) croissent, la 9^e paire de pattes décroît; il faut donc envisager soit que des actions différentes régissent séparément les deux phénomènes, soit qu'une même action agisse sélectivement ou à des degrés différents sur les deux paires d'appendices.

Le phénomène de ralentissement ou d'arrêt de croissance présenté par la P. 9 des *Spirostreptoidea* pourrait être assimilé, dans une certaine mesure, à celui qu'on observe, au niveau des gonopodes (8^e et 9^e) lors de la périodomorphose de *Tachypodoiulus albipes*. Le ♂ adulte de cet

1. Voir note infrapaginale 1, page 205.

2. Un phénomène identique est à signaler chez certains *Cambaloidea* comme *Pseudonanolene*.

Iulidae, à gonopodes bien développés et 1^{er} paire de pattes transformée en crochet, non articulé (caractère sexuel secondaire), sa fonction procréatrice accomplie mue et donne naissance à un ♂ dit intercalaire. Ce ♂ intercalaire présente des gonopodes à l'état larvaire et la 1^{re} paire de pattes perd sa spécialisation, le télépodite étant de nouveau pluriarticulé. Quelques anneaux nouveaux sont acquis par surcroît. Après cette période intermédiaire, d'une durée plus ou moins longue, l'animal reprend, à l'occasion d'une nouvelle mue, les caractères du ♂ avec gonopodes normaux et paire de pattes 1 en crochet. Il redevient apte à copuler à nouveau. Cette alternative de phases (périodomorphose) se reproduirait plusieurs fois et même les ♂ intercalaires, comme l'ont démontré F. SAHLI et R. HALKKA (*Schizophylum sabulosum*), pourraient donner plusieurs, fois de suite, de nouveaux ♂ intercalaires.

En conclusion, le phénomène de ralentissement ou d'arrêt du développement de la P. 9 est probablement sous le contrôle d'un facteur encore inconnu mais vraisemblablement hormonal. L'action hormonale s'exerce également sur le développement des ébauches gonopodiales (8^e paire). Elle pourrait avoir pour siège une glande androgène qui reste à découvrir et dont le fonctionnement s'exercerait au cours de la croissance des Spirotreptoidea, à partir du réveil sexuel apparent. On sait, depuis les travaux de H. CHARNIAUX-COTTON, sur *Orchestia gammarella* que l'hormone ou les hormones, sécrétées par cette glande endocrine, agissent sur les caractères sexuels primaires et secondaires ♂. Or nous ne pouvons considérer les gonopodes que comme l'exemple par excellence de caractères sexuels car chez la ♀ les paires de pattes correspondantes (8^e et 9^e) sont toujours ambulatoires. Chez d'autres Diplopodes d'ailleurs (Craspedosomoidea, Chordeumoidea) quelques paires d'appendices, situées en avant et en arrière des gonopodes, sont également modifiées chez le ♂. En outre chez les Pentazonia (*Glomeris*) on remarque la présence de deux paires de pattes modifiées (18^e et 19^e) qui font complètement défaut chez la ♀, même à l'état ambulatoire.

Chez *Tachypodoiulus albipes* et en général, chez les espèces présentant un processus de périodomorphose, l'activité hormonale de la glande androgène présumée, serait diminuée ou supprimée, en tout cas sujette à des fluctuations, pendant les stades qui suivent la maturité sexuelle. Ceci expliquerait, non seulement la présence d'un télépodite multiarticulé à la P. 1 des ♂ intercalaires, morphologie voisine d'un membre normal (disparition du caractère sexuel secondaire), mais aussi la présence de gonopodes larvaires, moins différenciés que chez l'adulte normal.

Notons que lorsque plusieurs stades de ♂ intercalaires se succèdent, les gonopodes se présentent comme des ébauches de formes larvaires de plus en plus jeunes et sous un volume de plus en plus faible. Il ne peut s'agir ici de régression des organes envisagés mais simplement d'une diminution de l'importance des caractères sexuels due à une activité hormonale réduite ou nulle. La 1^{er} paire de pattes, de même, montre un télépodite de plus en plus complet pour la même raison.

Les glandes de muc, par contre conservent leur activité chez *Tachypodoiulus* et *Schizophyllum* ; il en est de même pour la zone de croissance¹. L'animal continue ainsi à mucr, au delà du « stade adulte » et à acquérir des segments supplémentaires à l'inverse de tous les Diplopodes. Ce qui revient à dire que si *Tachypodoiulus albipes* ou *Schizophyllum sabulosum* ne présentaient pas de mues postimaginales les conséquences de l'action hormonale périodique n'auraient pu être révélées.

Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum.

ABRÉVIATIONS DES FIGURES

c	condyle articulaire
db	bord de l'anneau gonopodial
e	articulation
ex	muscles extenseurs
exa	muscles extenseurs antérieurs
exp	muscles extenseurs postérieurs
fla	muscles fléchisseurs antérieurs
flp	muscles fléchisseurs postérieurs
g	ampoule stigmatique des P. 9
gl	vestiges appendiculaires (P. 9)
go	gonopodes
h	hanches
i	invaginations trachéennes
lv	muscles longitudinaux ventraux
o	muscles obliques des gonopodes
p	fossette appendiculaire érectile de P. 9
pt	poches trachéennes
ptv	poches trachéennes des P. 9
rs	muscles rétracteurs du sac gonopodiel
rt	replis appendiculaires des P. 9
rh	fosse appendiculaire ou replis de la zone appendiculaire de P. 9
rv	replis appendiculaires de P. 9
s	sternite
st	stigmate
t	télepodite
teg ¹ , teg ²	muscles trachéo-coxaux des P. 9
tes, tes ¹	muscles trachéo-coxaux des P. 9
tcp, tcp ¹ , tcp ²	muscles trachéo-coxaux des P. 9
td	muscles trachéo-dorsaux
tdg	muscles trachéo-dorsaux des gonopodes
tdl	muscles trachéo-dorsaux latéraux
tdp, tdp ¹ , tdp ²	muscles trachéo-dorsaux postérieurs
tg	muscle transversal des gonopodes
to	muscle oblique des P. 9
tv	muscle transversal des P. 9
v	vestiges
x	muscles de la poche trachéenne
y	appareil érectile des P. 9

1. Les travaux de H. KRUG (1907) sur *Schizophyllum sabulosum*, confirmés, chez *Pachybolus ligulatus* par M. VACHON (1947), ont montré que la chaîne nerveuse de la zone de croissance de l'adulte, ayant accompli sa mue définitive, possède les paires de nerfs d'appendices appartenant à des segments qui ne verront jamais le jour. Les segments et appendices sont donc en puissance et prêts à se développer.

BIBLIOGRAPHIE

- BRÖLEMANN, H. W., 1926. — Myriapodes recueillis en Afrique occidentale française par M. l'administrateur en chef L. Duboscq. *Arch. Zool. exp. gen.*, **65**, pp. 1-519.
- 1935. — Myriapodes Diplopodes (Chilognathes I). Paris. Lechevalier, pp. 1-368.
- DEMANGE, J. M., 1959. — Sur la présence d'une deuxième paire de membres vestigiaux au segment gonopodial des Spirostreptides. *C. R. Acad. Sc.*, **248**, pp. 2032-2048.
- HALKKA, R., 1958. — Life history of *Schizophyllum sabulosum* (L.). *Ann. Zool. Soc. Bot. Fen. « Vanamo »*, **19**, n° 4, pp. 1-72.
- KRUG, H., 1907. — Beiträge zur Anatomie der Gattung *Iulus*. *Jen. Zschr. Naturw.*, **42**, pp. 485-522.
- SAHLI, F., 1958. — Données sur le développement postembryonnaire du Diplopode *Tachypodoiulus albipes* C. L. K. *C. R. Acad. Sc.*, **246**, pp. 2037-2039.
- 1961. — La succession des différentes formes mâles au cours de la périodomorphose chez le Diplopode *Tachypodoiulus albipes* C. L. K. *Ibid.*, **253**, pp. 3094-3095.
- VACHON, M., 1947. — Contribution à l'étude du développement postembryonnaire de *Pachybolus ligulatus* Voges. Les étapes de la croissance. *Ann. Sc. nat., Zool.*, 11^e sér., **2**, pp. 109-121.
- VERHOEFF, K. W., 1923. — 96. Diplopoden Aufsatz. Périodomorphose. *Zool. Anz.*, **56**, H. 9/10, pp. 233-238.
- 1925. — Mediterrane Chilopoden und Notiz zur Periodomorphose der Iuliden. *Ibid.*, **64**, H. 3/4, pp. 63-80.